

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

JOSÉ VITOR BOTTER FASOLI

**Plasticidade fenotípica de *Hydrilla verticillata* em resposta à resistência biótica e ao carbono inorgânico**

Maringá  
2015

JOSÉ VITOR BOTTER FASOLI

**Plasticidade fenotípica de *Hydrilla verticillata* em resposta à resistência biótica e ao carbono inorgânico**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.  
Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2015

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

F248p

Fasoli, José Vitor Botter, 1991-

Plasticidade fenotípica de *Hydrilla verticillata* em resposta à resistência biótica e ao carbono inorgânico / José Vitor Botter Fasoli. -- Maringá, 2015.

35 f. : il. + apêndice.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) - Plasticidade fenotípica - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) - Alcalinidade - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Macrófitas aquáticas invasoras - Mudanças climáticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.73171809816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JOSÉ VITOR BOTTER FASOLI

**Plasticidade fenotípica de *Hydrilla verticillata* em resposta à resistência biótica e ao carbono inorgânico**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Priscilla de Carvalho  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovado em: 22 de junho 2015.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq), pela bolsa concedida.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento do projeto de pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) e à equipe da secretaria.

Ao Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia).

A Biblioteca Setorial do Nupélia.

Ao meu orientador Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, pelos ensinamentos profissionais e pessoais.

À Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Norma S. Hahn.

Ao Laboratório de Ecologia de Macrófitas Aquáticas, pela oportunidade de crescimento profissional e pessoal.

Ao Laboratório de Limnologia e sua equipe.

A toda a equipe de campo, em especial à “Tião”, “Gazo”, Alfredo, “Seu Ni” e “Seu Celso”.

Aos meus colegas de laboratório, com quem eu convivi nos últimos anos: Márcio J. da Silveira, Thaísa S. Michelin, Roger P. Mormul, Heloísa Evangelista, Emanuel C. G. Silva, Mário Dainez, Douglas Souza, Nayara Franco e Fabielle M. Bando.

As pessoas que me ajudaram na realização do experimento.

Ao Daniel B. de Melo, Fernando M. Lansac-Tôha e Orlando P. Negreiros pelo grupo de estudos e pela amizade.

À Mariana C. Teixeira, Luiz Felipe G. Fernandes, Thamís Meurer e Eduardo R. da Cunha, pela amizade de longa data.

A turma de mestrado PEA 2013.

Ao Rafael Kato e Leonardo Fernandes.

A minha família, pelo apoio e suporte na escolha dessa profissão.

À Thaís X. Melo, pelo auxílio e companheirismo.

## Plasticidade fenotípica de *Hydrilla verticillata* em resposta à resistência biótica e ao carbono inorgânico

### RESUMO

*Hydrilla verticillata* é uma macrófita aquática invasora amplamente distribuída e pode ter seu crescimento limitado pela disponibilidade de carbono inorgânico (CI), uma variável relacionada às mudanças globais, e pela resistência biótica oferecida por espécies nativas. Os efeitos da disponibilidade de CI e da resistência biótica oferecida pela macrófita nativa *Egeria najas* sobre *H. verticillata*, e a estratégia de plasticidade fenotípica dessa espécie invasora foram avaliados em mesocosmos com diferentes concentrações de CI e na presença ou ausência de *E. najas*. *H. verticillata* apresentou o melhor desempenho através da estratégia “Jack-and-master”, que une robustez de *fitness* em condições de baixa disponibilidade de CI à capacidade de aumentar o *fitness* quando o recurso se torna abundante. Essa espécie apresentou maior taxa de crescimento relativo em altas disponibilidades de CI, mostrando sua alta capacidade de aproveitamento desse recurso, e na presença de *E. najas* (resistência biótica). *H. verticillata* teve maior razão raiz:ramos do que *E. najas*, sugerindo melhor capacidade de captação de recursos do sedimento. O elevado número de brotos em *H. verticillata* a confere maior capacidade de dispersão, o que é condizente com estratégias de plantas invasoras. Por fim, seu elevado crescimento na presença da espécie nativa, comparativamente aos mesocosmos onde cresceu individualmente, mostrou que pode haver efeito de facilitação por parte da nativa. Dessa forma, ambientes com maior disponibilidade de CI bem como ambientes com a presença da espécie nativa, podem ser favoráveis à invasão por *H. verticillata*.

**Palavras-chave:** Jack-and-master. Invasões biológicas. Macrófitas aquáticas. Alcalinidade. Mudanças globais.

## Phenotypic plasticity of *Hydrilla verticillata* in response to biotic resistance and inorganic carbon

### ABSTRACT

*Hydrilla verticillata* is an invasive aquatic macrophyte widely distributed and may have its growth limited by inorganic carbon (IC) availability, related to global changes, and by biotic resistance provided by native species. We evaluated the effects of IC availability and biotic resistance provided by the native macrophyte *Egeria najas* on *H. verticillata*, and the phenotypic plasticity strategy of this invasive species, in mesocosms with different IC concentrations and in the presence or absence of *E. najas*. *H. verticillata* showed the best performance through Jack-and-master strategy, which joints fitness robustness under conditions of low availability of IC and capacity to increase fitness when the resource becomes abundant. This species showed a higher relative growth rate both in high IC availability, showing its high capacity for exploitation of this resource, and when co-occurring with *E. najas* (biotic resistance). *H. verticillata* showed higher root:shoot ratio than *E. najas* suggesting better capacity of harvesting sediment resources. The high sprouts number showed by *H. verticillata* gives it a greater dispersion capacity, which is consistent with invasive plants' strategies. Finally, its high growth under the presence of the native species, compared to mesocosms where it had grown individually, showed that there may be facilitation effect by the native species. Thus, environments with high IC availability as well as environments with the presence of native species may be prone to invasion by *H. verticillata*.

**Keywords:** Jack-and-master. Biological invasions. Aquatic macrophytes. Alkalinity. Global change.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions*. Disponível em: <<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530>>



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>7</b>
<b>2 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>10</b>
2.1 COLETA DE MATERIAIS .....	10
2.2 DESENHO EXPERIMENTAL .....	11
2.3 VARIÁVEIS RESPOSTAS AVALIADAS NAS MACRÓFITAS .....	13
2.4 ANÁLISE DE DADOS .....	14
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>14</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>19</b>
<b>5 Conclusão.....</b>	<b>25</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>26</b>
APÊNDICE A – Variáveis Limnológicas .....	34

# 1 INTRODUÇÃO

2

3 Mudanças globais e espécies invasoras estão entre os principais fatores que alteram a  
4 biodiversidade, sendo que os ecossistemas de água doce são especialmente sensíveis à  
5 influência desses fatores (Sala et al. 2000). Os efeitos das mudanças globais já atingiram esses  
6 ambientes, levando sua biodiversidade a ficar seriamente ameaçada (Carpenter et al. 2011). A  
7 degradação de ecossistemas aquáticos torna-se especialmente preocupante porque eles  
8 concentram a maior biodiversidade por unidade de área do planeta (Balian et al. 2008). Neste  
9 contexto, incluem-se as invasões biológicas, que se constituem entre os principais problemas  
10 ambientais da atualidade (Vitousek et al. 1997; Carpenter et al. 2011), existindo a necessidade  
11 latente de melhor entender esse processo ecológico (Bradley et al. 2010).

12 As macrófitas aquáticas desempenham papéis muito importantes nesses ecossistemas  
13 (p. ex. estruturação de habitats e produção primária) (Thomaz e Esteves 2011) e alterações na  
14 composição e estrutura dessa comunidade podem causar impactos significativos na  
15 biodiversidade (p. ex. composição e riqueza de espécies nativas) e nos processos  
16 ecossistêmicos (p. ex. características físicas e químicas dos ambientes e ciclos  
17 biogeoquímicos) (Schultz e Dibble 2012; Thomaz et al. 2015). Dentre essas plantas, muitas  
18 espécies são reportadas como invasoras e daninhas em ambientes naturais e antropizados  
19 (Hofstra et al. 1999; Michelan et al. 2010; Eller et al. 2015).

20 A elevada plasticidade fenotípica de algumas espécies de macrófitas (Barret et al.  
21 1993; Di Nino et al. 2007; Thiébaud e Di Nino 2009; Mozdzer e Megonigal 2012; Eller et al.  
22 2015; Fleming e Dibble 2015) as confere a capacidade de responder de diferentes maneiras à  
23 gradientes ambientais, sem necessariamente apresentarem variação genética. Muitas dessas  
24 espécies, inclusive, como as do grupo das “elodeids” (Riis et al. 2010), apresentam estratégia  
25 de reprodução clonal, resultando em nenhuma recombinação genética. Espécies invasoras  
26 hipoteticamente apresentam maior plasticidade fenotípica associada ao *fitness* quando  
27 comparadas a espécies nativas (Davidson et al. 2011). Além disso, seu potencial invasor pode  
28 ser elevado em função desse traço, pois ele permite a essas espécies habitar locais em um  
29 novo ambiente sem passar por adaptação genética local através de seleção natural (Sultan  
30 2000).

1           As invasoras podem apresentar três estratégias distintas relacionadas à plasticidade  
2           diante de um gradiente de recursos (Richards et al. 2006). Na estratégia “Jack-of-all-trades”, a  
3           espécie, população ou genótipo invasor é capaz de manter seu *fitness* constante em uma  
4           variedade de ambientes; na estratégia “Master-of-some”, o invasor é capaz de aproveitar  
5           rapidamente condições favoráveis; e a estratégia combinada “Jack-and-master” prediz que o  
6           *fitness* é mantido robusto em condições estressantes e é aumentado em condições favoráveis.

7           Uma espécie de plasticidade fenotípica reconhecida é a macrófita submersa enraizada  
8           *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, uma invasora recente dos ecossistemas aquáticos  
9           continentais brasileiros, registrada pela primeira vez em 2005 na planície de inundação do alto  
10          Rio Paraná, onde se dispersou rapidamente (Sousa 2011) na calha principal e em canais  
11          laterais do rio (Sousa et al. 2009). Essa espécie é nativa da Ásia e Austrália, e está presente  
12          em todos os continentes, exceto Antártida (Cook e Lüönd 1982). Diversos problemas  
13          ecológicos, como supressão da comunidade nativa de macrófitas e mudanças nas  
14          características do ambiente (Sousa 2011), e sociais, como navegação e pesca (Langeland  
15          1996), têm sido relatados em decorrência da invasão dessa espécie.

16          Filtros ambientais exercem um papel importante nos resultados do processo de invasão  
17          e no sucesso de uma espécie invasora (Godfree et al. 2004; Burton et al. 2011). Esses filtros  
18          podem ser bióticos (p. ex. herbivoria, diversidade e densidade de nativas) ou abióticos (p. ex.  
19          disponibilidade de nutrientes e características químicas e físicas dos ecossistemas aquáticos)  
20          (Thomaz et al. 2015). Na planície de inundação do alto rio Paraná, por exemplo, a baixa  
21          ocorrência de *H. verticillata* em lagoas pode estar relacionada à resistência biótica exercida  
22          por competidores nativos (T. Meurer, dados não publicados). O principal competidor em  
23          potencial para essa espécie é a Hydrocharitaceae nativa *Egeria najas* Planchon,  
24          morfologicamente muito semelhante à *H. verticillata* (Mormul et al. 2010; Umetsu et al.  
25          2012). *E. najas* tem sua área nativa no sudoeste do Brasil, nordeste da Argentina e no  
26          Paraguai, e não é invasora fora de sua área de ocorrência (Cook e Urmi-könig 1984).  
27          Entretanto, essa espécie nativa tem o potencial de se comportar como invasora e causar  
28          problemas em reservatórios em sua região nativa de ocorrência (Martins et al. 2008).

29          Já o sucesso de *H. verticillata* em outros ambientes dessa planície de inundação pode  
30          estar relacionado com a alcalinidade da água, que já foi demonstrada como uma variável que  
31          influencia o crescimento de outras macrófitas submersas, inclusive *E. najas*, *in vitro* (Pierini e  
32          Thomaz 2004; Freitas e Thomaz 2011) e como uma variável preditora da ocorrência de *H.*

1 *verticillata in situ* (Sousa et al. 2009). A alcalinidade representa compostos carbonados  
2 presentes nas águas naturais (Esteves e Marinho 2011), dentre estes, o mais abundante na  
3 faixa de pH destes mesmos sistemas é o bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) (Thomaz et al. 2004a;b). Este  
4 íon representa uma importante fonte de carbono inorgânico (CI) utilizada por macrófitas  
5 submersas, incluindo *H. verticillata* (Maberly e Spence 1983; Thomaz e Esteves 2011;  
6 Hussner e Jahns 2015), de forma que, de acordo com sua concentração, pode favorecer ou  
7 limitar o crescimento dessa espécie. O bicarbonato é absorvido pelas folhas dessas macrófitas  
8 e então convertido em  $\text{CO}_2$  nas células do mesófilo (Pierini e Thomaz 2004b). Esse tipo de  
9 metabolismo C4 já foi descrito para *H. verticillata* (Magnin et al. 1997) e também para o  
10 gênero *Egeria* (Casati et al. 2000). Além disso, foi demonstrado que a espécie nativa *E. najas*  
11 não é limitada por nutrientes do sedimento na planície de inundação do alto rio Paraná e no  
12 reservatório de Itaipu (Thomaz et al. 2007), o que sugere que outros fatores ambientais, como  
13 a alcalinidade, podem melhor predizer a distribuição dessas espécies.

14 Estudos experimentais e de campo mostraram efeitos de espécies nativas (Michelan et  
15 al. 2013) e variáveis abióticas (Thomaz et al. 2012) agindo como filtros para invasão por  
16 macrófitas aquáticas. Essa abordagem de filtros ambientais pode ser aplicada à competição  
17 entre *H. verticillata* e *E. najas*, e ao efeito da alcalinidade mediando as interações entre essas  
18 espécies. Dessa forma, a espécie nativa *E. najas* agiria como um filtro biótico e ao exercer  
19 resistência biótica, reduziria o crescimento de *H. verticillata*. A alcalinidade por sua vez,  
20 agiria como um segundo filtro, abiótico, uma vez que representa a disponibilidade de carbono  
21 inorgânico, que limita o crescimento da espécie invasora em baixos valores.

22 Embora o aumento nas concentrações de  $\text{CO}_2$  tenha sido o principal foco de estudos  
23 no cenário das mudanças climáticas (Spierenburg et al. 2009; Jansson et al. 2012; Mozdzer e  
24 Megonigal 2012; Hussner et al. 2014), nem sempre essa variável é adequada para  
25 compreender o efeito das mudanças climáticas em espécies invasoras com afinidade por  
26 outras formas de CI (Eller et al. 2015; Hussner e Jahns 2015). Desta forma, macrófitas  
27 aquáticas com alta capacidade de uso de bicarbonato, como *H. verticillata*, possivelmente  
28 também serão favorecidas por mudanças globais ou por aportes de carbono na forma de  
29 bicarbonato. A explicação para isso está na previsão de aumento de eventos climáticos  
30 extremos, que ocasionará maior carreamento de material alóctone proveniente da erosão de  
31 rochas e das regiões marginais para os corpos aquáticos (Rolland et al. 2012). Desta forma,  
32 nas regiões afetadas por tais fenômenos, os compostos carbonados de origem alóctone levarão  
33 a aumento na alcalinidade, fazendo com que esse processo seja o principal responsável pelo

1 aumento de CI nos corpos aquáticos continentais (Marcé et al. 2015). Além disso,  
2 independentemente das mudanças dos ecossistemas aquáticos provocados por ações  
3 antropogênicas, as concentrações de bicarbonato são extremamente variáveis em ecossistemas  
4 aquáticos continentais, tanto naturais como em reservatórios (p. ex. Freitas e Thomaz 2011),  
5 fazendo com que as macrófitas que utilizam esse íon encontrem diferentes disponibilidades de  
6 carbono em um mesmo ecossistema.

7 Embora muitos trabalhos tenham mostrado o efeito do aumento de CI e a interação  
8 com outras variáveis abióticas sobre plantas invasoras (Spierenburg et al. 2009; Mozdzer e  
9 Megonigal 2012; Hussner et al. 2014; Eller et al. 2015), poucos estudos investigaram o efeito  
10 do aumento de CI quando espécies invasoras interagem com espécies nativas (resistência  
11 biótica) (Spierenburg et al. 2010). Neste trabalho foram avaliadas experimentalmente as  
12 respostas de *H. verticillata* e *E. najas* às alterações da alcalinidade. Além disso, os efeitos da  
13 alcalinidade sobre o potencial invasor de *H. verticillata* foi testado em monoculturas e em  
14 culturas mistas (com *E. najas*), neste caso testando a interação entre o efeito de um fator  
15 abiótico (disponibilidade de carbono) e biótico (competição) sobre o sucesso da invasora.  
16 Nesse estudo, os objetivos foram: (1) testar o efeito do gradiente de CI e de uma espécie  
17 nativa, assim como suas interações, sobre o sucesso de invasão de uma exótica; (2) avaliar a  
18 presença de plasticidade fenotípica adaptativa em *H. verticillata* e enquadrá-la nas estratégias  
19 descritas em Richards et al. (2006). Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses:

- 20 1. A alcalinidade age como um filtro ambiental para a invasão por *H. verticillata*;
- 21 2. O sucesso de *H. verticillata* diminui com a resistência biótica, mas a intensidade da  
22 resistência é atenuada com o aumento de CI e;
- 23 3. A invasora apresenta maior plasticidade fenotípica à disponibilidade de CI do que a nativa,  
24 o que explica seu grande sucesso de invasão em vários continentes.

25

## 26 **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

27

### 28 **2.1 COLETA DE MATERIAIS**

29

1 As plantas foram coletadas em diferentes ambientes da planície de inundação do alto rio  
 2 Paraná e levadas para a casa de vegetação localizada na Universidade Estadual de Maringá  
 3 (Maringá-PR), onde permaneceram por cerca de dois meses para aclimação antes do início  
 4 do experimento e onde o mesmo foi realizado. Foi utilizada uma mistura de dois tipos de  
 5 sedimento, areia e lama, oriundos dos mesmos ambientes. Essa mistura de sedimentos se  
 6 mostrou adequada para o crescimento das plantas em um experimento piloto. A areia foi  
 7 coletada em praias recém formadas do canal principal do rio e a lama em lagoas adjacentes a  
 8 ele.

9

## 10 2.2 DESENHO EXPERIMENTAL

11

12 O experimento foi realizado em mesocosmos (54 cm de altura, 33 cm de diâmetro inferior e  
 13 43 cm de diâmetro superior) de 70 litros, usando água da torneira, uma mistura de sedimento  
 14 e as plantas. Foram selecionados três níveis de alcalinidade (que refletem as concentrações de  
 15 bicarbonato, conseqüentemente de  $\text{Cl}^-$ ), de acordo com alcalinidades encontradas nos  
 16 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz, et al. 2004, Roberto et al.  
 17 2009): baixa (valores próximos a  $50 \mu\text{Eq l}^{-1}$ ), média (valores próximos a  $400 \mu\text{Eq l}^{-1}$ ) e alta  
 18 (valores próximos a  $800 \mu\text{Eq l}^{-1}$ ) (Tabela 1). O experimento foi realizado entre junho e agosto  
 19 de 2014 e após 63 dias de duração, as plantas começaram a apresentar clorose, e então este  
 20 foi interrompido.

21

22 **Tabela 1** Valores médios de cada tratamento de alcalinidade e medidas descritivas, obtidos a  
 23 partir de mensurações realizadas semanalmente nos diferentes tratamentos. Valores expressos  
 24 em  $\mu\text{Eq l}^{-1}$

<b>Nível</b>	<b>Média</b>	<b>Desvio Padrão</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>
Baixa	86,3	31,2	19,7	195,2
Média	472,5	40,6	374,2	600
Alta	881,2	50,9	747,3	1039

25

26 Como a alcalinidade da água da torneira foi de valores próximos a  $800 \mu\text{Eq L}^{-1}$ , foi  
 27 necessário acidificar a água com ácido sulfúrico ( $\text{H}_2\text{SO}_4$  1N) para atingir os valores dos  
 28 tratamentos com média e baixa alcalinidade. Quando a adição de ácido reduziu a alcalinidade

1 a valores abaixo do necessário ou quando o monitoramento durante o experimento mostrou  
2 redução na alcalinidade, bicarbonato de sódio ( $\text{NaHCO}_3^-$ ;  $1,0 \text{ M L}^{-1}$ ) foi adicionado para  
3 aumentar a alcalinidade e manter os tratamentos constantes. As medições da alcalinidade foram  
4 feitas a partir do método titulação Gran (Camourze 1994), usando 50 ml de água e  $\text{H}_2\text{SO}_4$   
5 0,01N.

6 O sedimento utilizado foi preparado com uma mistura de lama e areia na razão 1:2,  
7 que é considerada adequada para o desenvolvimento dessas espécies (Silveira e Thomaz,  
8 2015), e foi colocado em bandejas de 11x11x6 cm até preencher aproximadamente 3/4 da  
9 bandeja. Depois de preenchidas, foi despejada uma camada de areia sobre o sedimento, para  
10 reduzir as trocas entre a água e a lama, que é um sedimento mais rico em nutrientes e matéria  
11 orgânica (Fasoli et al. 2015). O enriquecimento da água com nutrientes provenientes do  
12 sedimento poderia levar ao crescimento de algas e influenciar os resultados do experimento.  
13 Além disso, as bandejas contendo sedimento foram submergidas nos mesocosmos dentro de  
14 um saco plástico, e só após terem atingido o fundo, foram colocadas em contato com a água.  
15 Dessa forma, a suspensão de sedimento na coluna d'água foi reduzida, conseqüentemente  
16 reduzindo as alterações nas propriedades químicas da água.

17 As plantas foram lavadas em água corrente para remover possíveis organismos  
18 associados e cortadas em fragmentos apicais de 15 cm. Do *pool* de fragmentos cortados,  
19 foram amostrados 20 para cada espécie para estimativa de biomassa seca inicial. O restante  
20 dos fragmentos foi utilizado no experimento. Tanto os fragmentos utilizados para a estimativa  
21 inicial como os que foram plantados foram selecionados aleatoriamente. Foram plantados seis  
22 fragmentos por bandeja, sendo que nos tratamentos com as duas espécies, cada uma  
23 contribuiu com três fragmentos.

24 Os tratamentos de alcalinidade foram preparados com 10 dias de antecedência ao  
25 início do experimento. Isso para que o cloro e outros compostos provenientes do tratamento  
26 da água que pudessem ser tóxicos para as plantas evaporassem. Após esse período de tempo,  
27 foram inseridas as bandejas com sedimento e em seguida os fragmentos apicais das espécies  
28 nos seus devidos tratamentos.

29 Os tratamentos foram compostos de uma combinação dos fatores alcalinidade e  
30 espécie, com três níveis de alcalinidade (baixa, média e alta) e três combinações de espécies  
31 (*E. najas* e *H. verticillata* em monocultura, e ambas em uma cultura mista), somando um total

1 de nove tratamentos. Cada tratamento foi replicado cinco vezes, totalizando 45 unidades  
2 experimentais que foram distribuídas aleatoriamente na casa de vegetação.

3

### 4 2.3 VARIÁVEIS RESPOSTAS AVALIADAS NAS MACRÓFITAS

5

6 Ao final do experimento, foi obtida a massa seca da raiz e dos caules, ramos laterais e folhas  
7 (em conjunto, considerados apenas “ramos” no restante desse trabalho), o número de brotos  
8 (por fragmento) e a área foliar. A massa seca reflete a performance da planta, em termos de  
9 crescimento, o número de brotos reflete sua capacidade de dispersão e a área foliar reflete  
10 variação morfológica de plasticidade fenotípica. Para medir área foliar, usou-se um fragmento  
11 apical aleatório de cada unidade experimental nos tratamentos de monocultura e um  
12 fragmento apical de cada espécie em cada unidade experimental nos tratamentos de cultura  
13 mista. De cada fragmento foram seccionados os primeiros 3 cm a partir do ápice, do  
14 fragmento restante contou-se o número de entrenós e retirou-se 3 folhas do sexto verticilo  
15 foliar para o cálculo da área foliar, seguindo a metodologia de Di Nino et al. (2007) e  
16 Thiébaud e Di Nino (2009). A área foliar foi medida usando o software Image Pro Plus  
17 (versão 4.5.0.29).

18 A partir das variáveis acima citadas, foram calculadas a Taxa de Crescimento Relativo  
19 (TCR) e razão raiz:ramos. Como existe variação no peso seco dos fragmentos que foram  
20 plantados entre *E. najas* (0,11g ± 0,05 DP) e *H. verticillata* (0,04 g ± 0,01 DP), optou-se por  
21 não utilizar os dados brutos de biomassa (peso seco) do final do experimento, mas sim a TCR,  
22 que é uma taxa que considera a biomassa inicial do propágulo. Esse procedimento corrige  
23 variações que poderiam ser originadas das diferenças entre os pesos iniciais dos propágulos de  
24 cada espécie. A TCR é calculada pela seguinte equação:

$$TCR = (\ln Mf - \ln Mi) / \Delta t$$

25 onde *Mf* é a massa seca final, *Mi* é massa seca inicial e  $\Delta t$  é o número de dias. Para a *Mi*  
26 usamos a média da massa seca dos fragmentos amostrados no início do experimento. Optou-  
27 se também usar a variável razão raiz:ramos por que essa razão indica o tipo de estratégia de  
28 alocação de recursos utilizada pela planta. Para averiguar qual estratégia de plasticidade  
29 fenotípica (segundo Richards et al. 2006) é empregada por *H. verticillata*, utilizamos os



1 valores da TCR como indicativo de *fitness* e o gradiente de alcalinidade como um indicador  
2 da disponibilidade de recursos (CI) para as plantas.

3 O pH, condutividades, saturação de oxigênio e temperatura foram mensurados duas  
4 vezes por semana (Material Suplementar). A alcalinidade foi mensurada semanalmente.

5

## 6 2.4 ANÁLISE DE DADOS

7

8 As comparações entre as variáveis foram feitas através de ANOVAs bivariadas, usando os  
9 fatores alcalinidade e espécie, assim como suas interações, separadamente para os tratamentos  
10 monocultura e de cultura mista, ao nível de significância de 0,05. As comparações *a*  
11 *posteriori* foram feitas com o teste de Tukey, ao nível de significância de 0,05. Os dados  
12 foram testados para os pressupostos de homocedasticidade com o teste de Levene e de  
13 normalidade com o teste de Shapiro-Wilk nos resíduos.

14 Para que todos os pressupostos fossem atingidos, os dados do número de brotos e  
15 razão raiz:ramos em monocultura, e da área foliar em cultura mista foram logaritimizados (ln).  
16 Para essas variáveis, as análises foram realizadas a partir dos dados transformados e os  
17 gráficos foram feitos a partir da transformação reversa (p. ex. o inverso de  $\ln(x)$  é  $\exp(x)$ ),  
18 seguindo Gotelli e Ellison (2011). Para as demais variáveis, os pressupostos foram atingidos a  
19 partir dos dados brutos, e as análises foram realizadas a partir dos mesmos. Somente para  
20 TCR em cultura mista o pressuposto de normalidade não foi atingido (SW-W= 0,908;  $p =$   
21 0,018). Mesmo assim optou-se por utilizar a ANOVA, pois esta é robusta para desvios  
22 moderados na normalidade (Pearson 1931; Schmider et al. 2010).

23 Observou-se *a posteriori* a presença de valores de TCR negativos muito próximos de  
24 zero nos tratamentos de baixa alcalinidade. Para testar se esses valores diferiam de zero,  
25 aplicou-se um teste t de Student *single sample* nos dados de TCR em baixa alcalinidade em  
26 ambas as espécies e culturas. As médias foram testadas contra o valor de referência 0.

27

## 28 3 RESULTADOS

29

1 De acordo com os resultados da ANOVA, os fatores alcalinidade e espécie afetaram  
 2 significativamente a TCR e a interação também foi significativa em monoculturas (Tabela 2).  
 3 A TCR de *H. verticillata* foi maior do que *E. najas*, exceto em baixa alcalinidade, onde as  
 4 médias não diferiram estatisticamente (Fig. 1a). É importante observar que em monoculturas,  
 5 ambas as espécies foram limitadas pelo carbono, pois seu crescimento foi estatisticamente  
 6 igual a zero, com tendência negativa (isto é, perderam biomassa). A interação significativa  
 7 indica que a TCR de *H. verticillata* aumentou mais do que a TCR de *E. najas* nos tratamentos  
 8 com maiores valores de alcalinidades. Para ambas as espécies, o aumento da alcalinidade de  
 9 baixa para média resultou em aumento nos valores de TCR, mas o mesmo não ocorreu nos  
 10 tratamentos em alta alcalinidade (Fig. 1a).

11

12 **Tabela 2** Resultados da ANOVA bivariada. Valores significativos ( $p < 0.05$ ) são marcados em  
 13 negrito

Monocultura						
Parâmetros	Espécie		Alcalinidade		Espécie x Alcalinidade	
	g.l. = 1, 22		g.l. = 2, 22		g.l. = 2, 22	
	F	p	F	p	F	p
TCR	<b>60</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>116,9</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>16,9</b>	<b>&lt;0,001</b>
Raiz:ramos	<b>163,9</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>28,6</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>11,3</b>	<b>&lt;0,001</b>
Nº de brotos	<b>16,3</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>30,1</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,7	0,52
Área Foliar	0,7	0,41	0,3	0,76	0,1	0,93
Cultura Mista						
Parâmetros	Espécie		Alcalinidade		Espécie x Alcalinidade	
	g.l. = 1, 22		g.l. = 2, 22		g.l. = 2, 22	
	F	p	F	p	F	p
TCR	<b>215,9</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>50,3</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>16,6</b>	<b>&lt;0,001</b>
Raiz:ramos	<b>30,2</b>	<b>&lt;0,001</b>	2,0	0,15	0,1	0,88
Nº de brotos	<b>32,7</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>9,6</b>	<b>&lt;0,001</b>	2,4	0,12
Área Foliar	<b>5,6</b>	<b>0,03</b>	3,3	0,06	2,5	0,10

14

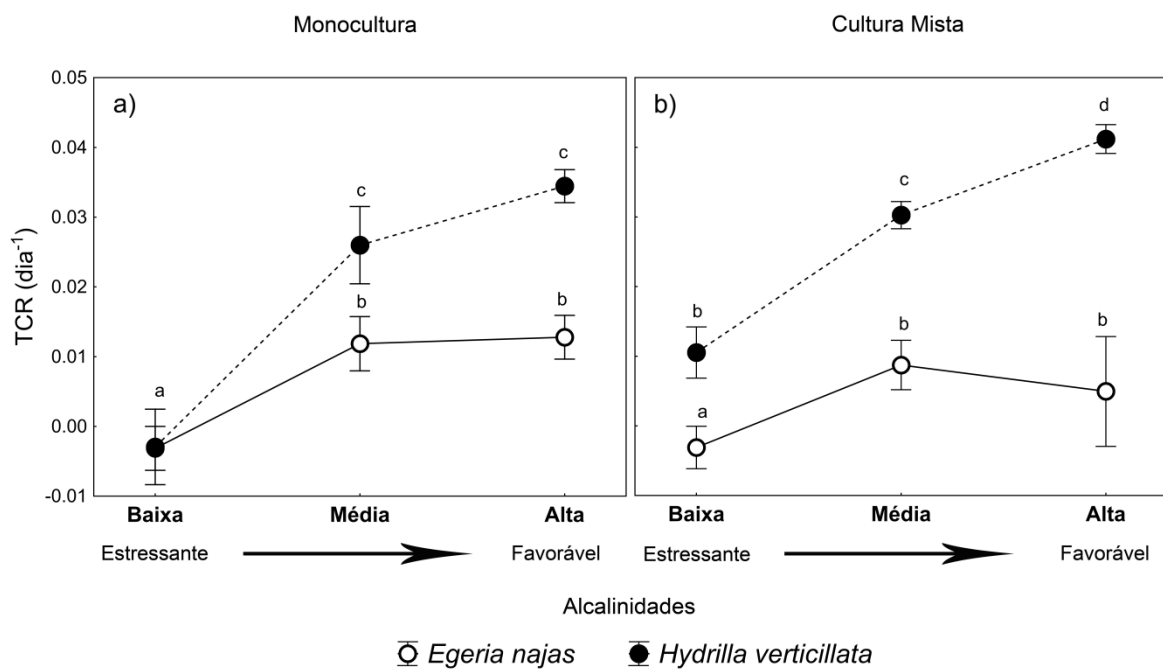
15 Assim como nos tratamentos em monocultura, houve diferença significativa da TCR  
 16 também nas policulturas, havendo efeito das espécies e níveis de alcalinidade, além da  
 17 interação também ter sido significativa (Tabela 2). *H. verticillata* diferiu significativamente de  
 18 *E. najas*, apresentando maiores valores médios de TCR (Fig. 1b). Além disso, para *E. najas* o  
 19 aumento da alcalinidade acresceu significativamente a TCR do tratamento de baixa para

1 média alcalinidade, mas não houve aumento significativo do tratamento de média para alta  
 2 alcalinidade. O diferencial da resposta de *H. verticillata* ao crescer junto com *E. najas* é que  
 3 ela respondeu positivamente à todo o gradiente de alcalinidade, com cada tratamento de  
 4 alcalinidade diferindo entre si, e alcançou os maiores valores de TCR na maior alcalinidade.  
 5 Além disso, em baixa alcalinidade, a TCR de *H. verticillata* foi positiva e significativamente  
 6 maior que a de *E. najas*, o que não aconteceu na monocultura (Fig. 1a), chegando ao ponto de  
 7 ser estatisticamente igual a TCR de *E. najas* em alcalinidade média e alta. Esses resultados  
 8 sugerem um efeito positivo da presença da espécie competidora nativa sobre o crescimento da  
 9 invasora.

10 Segundo os resultados do teste t realizado *a posteriori* para TCR em baixa  
 11 alcalinidade, apenas *H. verticillata* em cultura mista apresentou valores de TCR que diferiram  
 12 de zero positivamente ( $t=5,74$ ;  $p=0,01$ ). *E. najas* em cultura mista não diferiu de zero ( $t=-$   
 13  $2,03$ ;  $p=0,13$ ). Para monocultura, ambas *H. verticillata* ( $t=-1,22$ ;  $p=0,29$ ) e *E. najas* ( $t=-2,23$ ;  
 14  $p=0,09$ ) também não diferiram de zero.

15

16



17

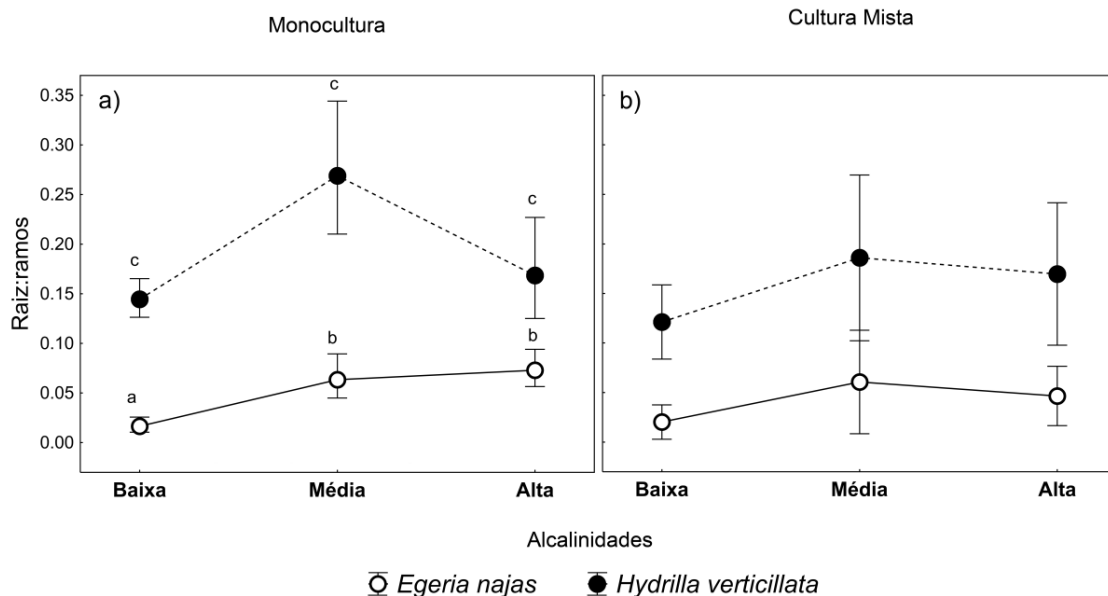
18 **Fig. 1** Taxa de crescimento relativo (TCR) para (a) monocultura e (b) cultura mista. O  
 19 aumento da alcalinidade indica um gradiente de condições de estressante para favorável

1 (indicado pela seta) e TCR é um indicativo de *fitness*, seguindo os diagramas de Richards et al  
 2 (2006). Diferenças significativas determinadas pelo teste de Tukey são indicadas por letras  
 3 sobrescritas diferentes. Gráfico feito a partir dos dados brutos; médias  $\pm$  desvio padrão

4

5 Para a razão raiz:ramos em monoculturas, os resultados demonstraram que também  
 6 houve diferença significativa separadamente para cada fator (espécie e alcalinidade), e  
 7 também ocorreu interação significativa entre esses fatores (Tabela 2). Para *E. najas*, o efeito  
 8 da alcalinidade seguiu o mesmo padrão que a TCR, com aumento da razão apenas de baixa  
 9 para média alcalinidade (Fig. 2a). Já *H. verticillata* não sofreu efeito da alcalinidade,  
 10 entretanto, seus valores da razão raiz:ramos foram maiores do que o de *E. najas*, diferindo  
 11 significativamente. Isso sugere que *H. verticillata* produz mais raiz em relação aos ramos do  
 12 que *E. najas*, mas a interação indica que essa produção se eleva somente na última espécie  
 13 com o aumento da alcalinidade.

14 Já para a razão raiz:ramos nas culturas mistas, os resultados demonstraram que houve  
 15 diferença significativa apenas entre as espécies (Tabela 2), com *H. verticillata* apresentando  
 16 maiores valores da razão raiz:ramos do que *E. najas* (Fig. 2b).



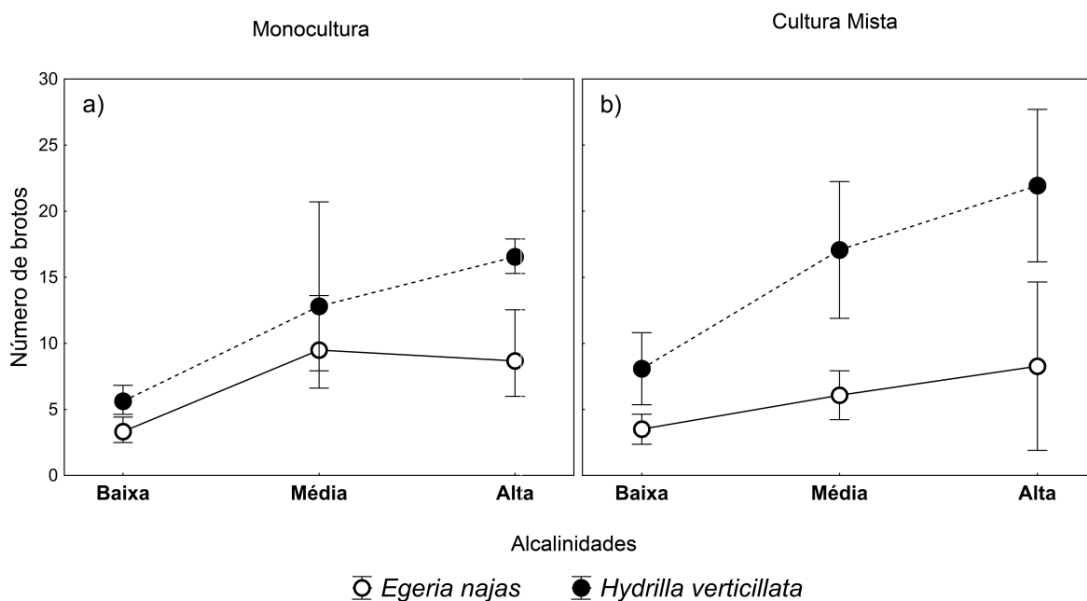
17

18 **Fig. 2** Razão raiz:ramos para (a) monocultura, com gráfico feito a partir de dados de  
 19 transformação reversa, e (b) cultura mista, com gráfico feito a partir de dados brutos.  
 20 Diferenças significativas determinadas para o teste de Tukey são indicadas por letras  
 21 sobrescritas diferentes quando a interação foi significativa; médias  $\pm$  desvio padrão

1

2 O número de brotos em monoculturas diferiu entre os níveis de alcalinidade e entre as  
 3 espécies, mas não houve interação significativa (Tabela 2). *H. verticillata* apresentou mais  
 4 brotos do que *E. najas* e para ambas as espécies, observou-se aumento no número de brotos  
 5 com o aumento da alcalinidade de baixa para média, mas não houve diferença significativa de  
 6 média para alta alcalinidade (Fig. 3a).

7 As tendências para o número de brotos em cultura mista foram semelhantes às  
 8 observadas em monocultura, porque também houve efeitos significativos da espécie e da  
 9 alcalinidade (Tabela 2), com *H. verticillata* apresentando mais brotos do que *E. najas*, e com  
 10 o efeito da alcalinidade aumentando o número de brotos no gradiente de baixa para média  
 11 alcalinidade (Fig. 3b). Não houve aumento significativo no gradiente de média para alta  
 12 alcalinidade.



13

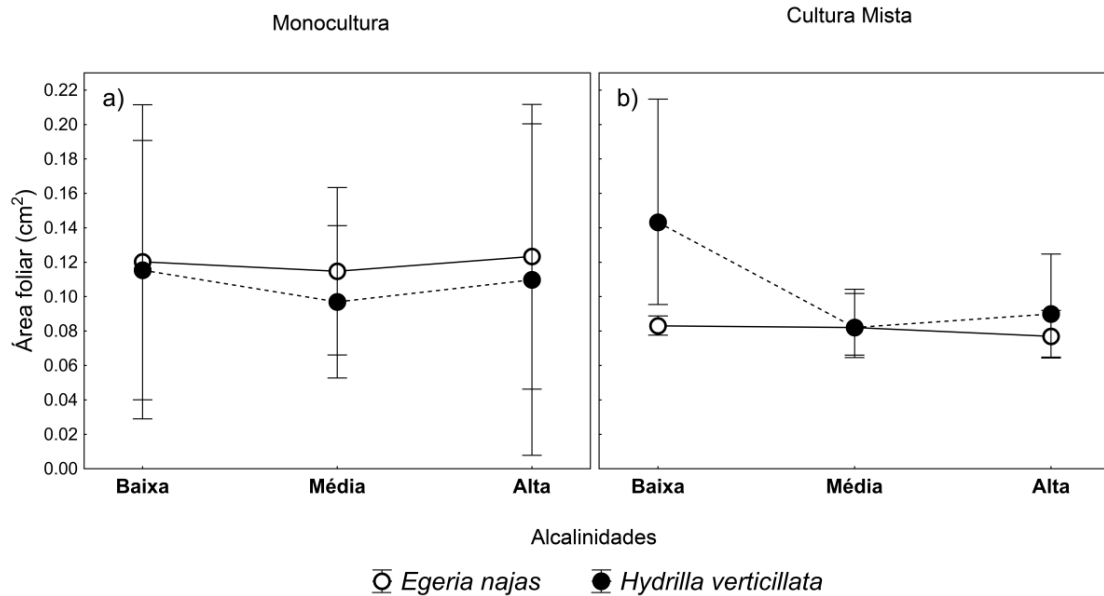
14 **Fig. 3** Número de brotos para (a) monocultura, com gráfico feito a partir de dados de  
 15 transformação reversa, e (b) cultura mista, com gráfico feito a partir de dados brutos. Não foi  
 16 detectada interação significativa entre os fatores. Ambas espécies em ambas culturas  
 17 aumentar sua razão raiz:broto significativamente de baixa para média alcalinidade; médias  $\pm$   
 18 desvio padrão

19

20 Os resultados demonstraram também que não houve diferenças significativas para a  
 21 área foliar em monocultura. Assim, essa variável não oscilou entre as espécies em nenhum

1 dos tratamentos (Fig. 4a). Diferentemente da monocultura, a área foliar diferiu  
 2 significativamente entre as espécies em cultura mista (Tabela 2). *H. verticillata* apresentou  
 3 maiores valores médios de área foliar do que *E. najas* (Fig. 4b).

4



5

6 **Fig. 4** Área foliar para (a) monocultura, com gráficos feitos a partir de dados brutos, e (b)  
 7 cultura mista, com gráficos feitos a partir de dados de transformação reversa. Não foi  
 8 detectada interação significativa entre os fatores; médias  $\pm$  desvio padrão

9

## 10 4 DISCUSSÃO

11

12 Testou-se o efeito da resistência biótica e da disponibilidade de CI, dois filtros ambientais,  
 13 sobre o crescimento e plasticidade fenotípica de *H. verticillata*. Em especial, avaliou-se  
 14 também a resposta dessa macrófita invasora a um gradiente de carbono inorgânico, com o  
 15 propósito de estabelecer a estratégia fenotípica utilizada por essa espécie (“Jack-of-all-trades”,  
 16 “Master-of-some” ou “Jack-and-master”, de acordo com Richards et al. 2006).  
 17 Primeiramente, os resultados da TCR, a qual pode ser considerada a variável mais importante  
 18 em termos de desempenho, pois reflete a velocidade de crescimento em biomassa, indica que  
 19 *H. verticillata* assemelha-se a “Master-of-some” quando em monocultura, e a “Jack-and-

1 master” em cultura mista. Assim, em monocultura *H. verticillata* é limitada por condições  
2 estressantes, mas ela aumenta o *fitness* em condições favoráveis, enquanto que em cultura  
3 mista, consegue manter o *fitness* robusto em condições estressantes e manter a alta capacidade  
4 de se aproveitar do aumento na disponibilidade de condições favoráveis, em termos de  
5 carbono. Além disso, *H. verticillata* apresentou as maiores taxas de crescimento quando  
6 coocorre com a espécie nativa *E. najas* do que crescendo em monocultura. Os menores  
7 valores de alcalinidade foram limitantes para ambas as espécies e apenas *H. verticillata* em  
8 cultura mista apresentou crescimento diferente de zero sob limitação de CI. Isso mostra que o  
9 efeito da competição interespecífica com *E. najas* é menor do que o efeito da competição  
10 intraespecífica, o que sugere que a espécie nativa facilite a invasora, pelo menos nos estágios  
11 iniciais de crescimento.

12 Macrófitas submersas, em especial “elodeids” como as investigadas, em geral  
13 aumentam sua produção quando as concentrações de carbono inorgânico são elevadas (Pierini  
14 e Thomaz, 2004; Malheiro et al. 2013; Spierenburg et al. 2009; 2010). As espécies  
15 apresentaram diferentes capacidades de aproveitamento do CI, com *H. verticillata*  
16 apresentando crescimento muito mais expressivo quando se adiciona esse recurso do que a  
17 nativa *E. najas*. Embora ambas tenham sido afetadas positivamente pela alcalinidade, a nativa  
18 *E. najas* não foi capaz de capitalizar o aumento de CI de média para alta alcalinidade em  
19 nenhuma das culturas, ao contrário da invasora que foi capaz de aumentar a sua taxa de  
20 crescimento em quatro vezes de baixa para alta alcalinidade na cultura mista (Fig. 1a,b). Essas  
21 diferentes respostas possivelmente podem ser atribuídas à utilização diferenciada de  
22 bicarbonato por diferentes espécies de macrófita (Malheiro et al. 2013; Hussner et al. 2014;  
23 Eller et al. 2015; Hussner e Jahns 2015). Embora o efeito do aumento de média para alta  
24 alcalinidade não tenha resultado em uma diferença significativa para TCR de *H. verticillata*  
25 em monocultura, existe uma tendência gráfica ao aumento da mesma em resposta à alta  
26 alcalinidade e com uma probabilidade marginalmente significativa de diferença ( $p=0.07$  teste  
27 *post-hoc* HSD de Tukey).

28 A partir desses resultados de TCR, não rejeitamos a primeira hipótese, que diz que a  
29 alcalinidade age como um filtro ambiental para *H. verticillata*, pois em baixa alcalinidade essa  
30 espécie não cresceu em monocultura e em cultura mista esse crescimento foi reduzido. Além  
31 disso, em ambas as culturas, *H. verticillata* elevou seu crescimento com o aumento da  
32 alcalinidade. O reduzido crescimento de macrófitas em condições limitantes de CI é  
33 conhecida na literatura (Spierenburg et al. 2009; 2010), e resultados semelhantes foram

1 encontrados para *E. najas* em ambas as culturas. Estudos anteriores demonstraram a limitação  
2 para o crescimento de macrófitas submersas no gênero *Egeria* por CI na planície de  
3 inundação do alto rio Paraná (Freitas e Thomaz 2011). Em contrapartida, a capacidade de *H.*  
4 *verticillata* crescer mesmo em baixas concentrações de CI sugere que pode existir outro  
5 mecanismo dirigindo a sua limitação em monocultura, que pode estar relacionado com a  
6 competição intraespecífica. Spierenburg et al. (2010) encontraram o efeito da limitação de CI  
7 e da competição com uma espécie nativa sobre uma invasora, mas diferente disso, nossos  
8 dados mostram que a competição intraespecífica, e não a interespecífica, associada à  
9 disponibilidade de CI, age como filtro ambiental para o crescimento de *H. verticillata*.

10 A partir também dos resultados de TCR, rejeitamos parcialmente, a segunda hipótese,  
11 que diz que a resistência biótica, representada pela espécie nativa limita o crescimento de *H.*  
12 *verticillata*, mas altos valores de CI inverteriam esse cenário. Os resultados demonstram que  
13 não houve efeito da resistência biótica, mas oposto a isso, um efeito de facilitação foi  
14 encontrado, em comparação ao tratamento sem resistência biótica. Ainda, o aumento dos  
15 níveis de alcalinidade elevou em quatro vezes a TCR de *H. verticillata*, ao passo que apenas  
16 dobrou a da espécie nativa. Somado a isso, a TCR máxima alcançada pela nativa, ao longo do  
17 gradiente, foi capaz apenas de se igualar ao menor valor obtido pela invasora no mesmo  
18 gradiente (Fig. 1b). Esses dados sugerem que mesmo se houvesse efeito da resistência biótica  
19 em baixos valores de CI, esse efeito não se manteria em condições favoráveis. De fato, outros  
20 estudos evidenciam que pode ocorrer facilitação entre espécies de macrófitas submersas (Hao  
21 et al. 2013). Porém, a identificação do mecanismo competitivo que explica esses resultados  
22 depende de experimentos adicionais.

23 Os resultados da razão raiz:ramos corroboram os resultados da TCR. A manutenção da  
24 razão raiz:ramos constante ao longo de todo o gradiente de CI para *H. verticillata* demonstra  
25 que o crescimento dessas duas estruturas aumentou na mesma intensidade ao longo do  
26 gradiente de CI. Esse resultado indica que *H. verticillata* não muda o padrão de alocação de  
27 biomassa de acordo com a disponibilidade de carbono e isso talvez explique seu crescimento  
28 negativo em baixa alcalinidade em monocultura, e o reduzido crescimento nesse tratamento  
29 em cultura mista. Somado a isso, observa-se também maiores valores da razão para *H.*  
30 *verticillata* em ambas as culturas, o que indica que essa espécie apresenta maior proporção de  
31 raízes em relação aos ramos do que *E. najas*. O aumento significativo da razão raiz:ramos de  
32 *E. najas* em monocultura mostra que o aumento da alcalinidade estimula o desenvolvimento



1 radicular, provavelmente para aumentar a captação de nutrientes, uma vez que o CI não é  
2 mais limitante. Porém, esse mesmo padrão não foi encontrado em cultura mista.

3         Embora uma redução na razão raiz:ramos é esperada com o aumento de nutrientes no  
4 sedimento (Mony et al. 2007; Barko et al. 1991), pois os nutrientes passam a ser de mais fácil  
5 aquisição e a demanda por tecido fotossintetizante passa a ser maior, o aumento de CI leva a  
6 um aumento nessa razão (p. ex. Spierenburg et al. 2009; Mozdzer e Megonigal 2012; Eller et  
7 al. 2015), uma vez que a captação de nutrientes é necessárias para suportar as altas taxas de  
8 fotossíntese decorrentes da alta disponibilidade de CI. Esse padrão é observado para *E. najas*  
9 em monocultura, que aumenta sua razão raiz:ramos de baixa para média alcalinidade. Como  
10 visto para a TCR, o tratamento com alcalinidade intermediária se mostrou o ótimo de  
11 crescimento para essa espécie. Por outro lado, a ausência do efeito do CI para essa espécie em  
12 cultura mista sugere que outro efeito possa estar envolvido na resposta morfológica de *E.*  
13 *najas*. Possivelmente, o efeito da competição com *H. verticillata* limite a capacidade de  
14 resposta de crescimento radicular em *E. najas*. Maiores razões raiz:ramos são características  
15 encontradas para espécies invasoras em outros estudos quando comparadas às nativas  
16 (Spierenburg et al. 2009; Mozdzer e Megonigal 2012; Hussner et al. 2014). Eller et al. (2015)  
17 demonstraram que altas concentrações de CI são responsáveis por aumentar essa razão em *H.*  
18 *verticillata*. Em concordância com esses estudos, a espécie exótica apresentou os maiores  
19 valores da razão raiz:ramos, comparada à nativa.

20         A área foliar somente apresentou efeito significativo do fator espécie e em cultura  
21 mista. Entretanto, uma análise visual do gráfico (Fig. 4) sugere que é provável que o resultado  
22 tenha sido fortemente enviesado por valores do tratamento de *H. verticillata* em baixa  
23 alcalinidade e cultura mista. É possível observar através das barras de desvio padrão do  
24 gráfico que a variação nesse tratamento é muito grande, e quando recorreu-se aos dados  
25 brutos originais, foi possível notar a presença de *outliers*, que podem ter enviesado a  
26 ANOVA. Embora tenha sido sugerido a presença de plasticidade fenotípica para área foliar  
27 em macrófitas submersas invasoras (Di Nino et al. 2007; Thiébaud e Di Nino 2009) e que  
28 maiores áreas foliares em plantas invasoras podem contribuir para o sucesso de invasão (Lake  
29 e Leishman 2004), não foi encontrada plasticidade fenotípica nesse traço para *H. verticillata* e  
30 *E. najas*. Uma possível explicação é que aumento de área foliar pode estar relacionado com  
31 aumento na capacidade de captação de CO<sub>2</sub> (Maberly e Madsen 1998), e como as espécies  
32 utilizadas nesse estudo mostram alta afinidade por bicarbonato, esse traço não se manifestou.

1 Outra variável que não apresentou diferença de estratégia fenotípica entre as espécies,  
2 devido à ausência de interação estatística significativa, foi o número de brotos (Tabela 2). Os  
3 brotos são ramos laterais jovens, que podem se desprender e originar novos indivíduos. Para  
4 ambas as culturas, o número de brotos por fragmento aumentou nas duas espécies de baixa  
5 para média alcalinidade. Porém, embora não tenha sido identificada diferença entre a resposta  
6 fenotípica, deve-se ressaltar que a espécie invasora apresentou maior produção de brotos do  
7 que a nativa. Esses ramos influenciam a capacidade de dispersão, aumentam a pressão de  
8 propágulo e conseqüentemente a probabilidade de estabelecimento da espécie invasora  
9 (Lockwood et al. 2005). Deve-se ressaltar que a plasticidade apresentada é de caráter  
10 adaptativo, pois está relacionado à reprodução, que é um componente do *fitness* (Sultan  
11 2001). A alta capacidade de crescimento de *H. verticillata* a partir de brotos ou fragmentos  
12 (Wu et al. 2007; Umetsu et al. 2012) e a elevada produção de brotos encontrada, indicam a  
13 capacidade de dispersão e colonização dessa espécie, principalmente em condições favoráveis  
14 relacionadas a maior disponibilidade de CI.

15 Além do efeito facilitador da espécie nativa sugerido pelos resultados da cultura mista,  
16 pode-se observar esse mecanismo também na estratégia de plasticidade fenotípica apresentada  
17 pela espécie invasora. Devido aos três valores de alcalinidade e à interação significativa para a  
18 TCR entre tratamentos, pode-se evidenciar a existência de plasticidade fenotípica em  
19 estratégias diferentes entre as espécies (p. ex. Richards et al. 2006). A hipótese de que *H.*  
20 *verticillata* apresenta maior plasticidade fenotípica que a nativa e que essa plasticidade está  
21 relacionada ao sucesso de invasão é suportada pela interação significativa na TCR (Tabela 2,  
22 Fig. 1). Ao crescer com a espécie nativa, *H. verticillata* demonstrou ser uma r-estrategista  
23 extrema: “Jack-and-master”, que une tanto robustez não plástica a condições estressantes  
24 (característica de “Jack-of-all-trades”) como resposta plástica muito eficiente (e.g.  
25 oportunismo) ao aumento de condições favoráveis (característica de “Master-of-some”).  
26 Entretanto, isso difere do resultado encontrado na monocultura, onde *H. verticillata*, mesmo  
27 apresentando elevado crescimento em condições favoráveis, foi limitada por condições  
28 estressantes. Variáveis relacionadas à biomassa e crescimento (nesse experimento, TCR)  
29 podem ser entendidas como indicativas de *fitness* (Richards et al. 2006), mostrando que a  
30 plasticidade fenotípica nesses traços é de caráter adaptativo. Nesse contexto, a espécie exótica  
31 apresentou maior *fitness* do que a nativa em ambas as culturas. Embora Mozdzer e Megonigal  
32 (2012) também tenham encontrado a estratégia “Jack-and-master” ao comparar linhagens  
33 introduzidas e nativas de *Phragmites australis*, esse tipo de estratégia tem sido pouco descrita,

1 e sua importância está no seu alto valor adaptativo (Richards et al. 2006; Davidson et al.  
2 2011). Diferenças em plasticidade adaptativa entre diferentes taxa pode explicar os padrões de  
3 ocorrência de espécies em ampla escala (Sultan 2000). Assim, alto *fitness* ao longo de todo o  
4 gradiente de CI e a na presença da resistência biótica mostram que *H. verticillata* possui um  
5 elevado potencial invasor, e pode invadir novos locais na planície de inundação de alto rio  
6 Paraná e outros ecossistemas aquáticos brasileiros, onde os valores de alcalinidade  
7 aproximam-se dos testados no experimento.

8 Kahara e Vermaat (2003) especularam que a alta capacidade de aproveitamento de  
9 bicarbonato apresentada por *H. verticillata* não seria suficiente para explicar sua ampla  
10 distribuição como espécie invasora. Entretanto, seus altos valores de TCR de razão raiz:broto  
11 e de número de brotos apresentados nesse estudo mostram que essa espécie tem ao mesmo  
12 tempo ampla capacidade de se dispersar, de capitalizar recursos (nutrientes) via crescimento  
13 radicular, e quando as condições de disponibilidade de CI são favoráveis, apresentar taxas de  
14 crescimento maiores do que uma espécie nativa pertencente a mesma família. Isso levaria ao  
15 crescimento de grandes estandes dessa macrófita em rios e reservatórios, como tem sido  
16 observado (Sousa et al. 2009; 2010), e mostra que o CI é uma importante variável ambiental  
17 que pode explicar a ocorrência e o sucesso dessa espécie. Somado à isso, *H. verticillata* pode  
18 ser favorecida por *habitats* já colonizados pela nativa *E. najas* ao mesmo tempo em que  
19 apresenta alto *fitness* ao longo de todo o gradiente ambiental. Assim, *H. verticillata* é capaz  
20 tanto de colonizar *habitats* ainda não ocupados por outras macrófitas submersas, quanto  
21 aqueles já ocupados por espécies nativas. De fato, esse fenômeno parece estar sendo  
22 observado em diversos *habitats* da bacia rio Paraná (Sousa et al. 2009; Thomaz et al. 2012).  
23 Porém, deve ficar claro que os resultados por nós obtidos dizem respeito à variedade de *H.*  
24 *verticillata* introduzida no Brasil, que aparentemente pertence a um único clone (L. C. Lúcio,  
25 dados não publicados). Assim, estudos conclusivos acerca da plasticidade fenotípica em  
26 relação ao CI sobre a espécie como um todo somente serão obtidos com experimentos que  
27 testem diferentes populações dessa espécie.

28 Espécies invasoras parecem apresentar características que as tornam capazes de se  
29 aproveitar dos vários elementos das mudanças climáticas (Dukes e Mooney 1999), e um dos  
30 mais importantes entre esses elementos, é o aumento na disponibilidade de CI para os  
31 organismos fotossintetizantes. Foi usada a alcalinidade da água como uma fonte de CI, e as  
32 mudanças globais previstas tem potencial de aumentar a alcalinidade dos corpos aquáticos  
33 continentais (Roland et al. 2012) e assim favorecer ambas as espécies estudadas. Entretanto,

1 os resultados obtidos mostraram que a espécie exótica *H. verticillata* tem potencial de ser  
2 mais bem sucedida que a nativa *E. najas* em um gradiente amplo de disponibilidade de CI.  
3 Desta forma, os efeitos de mudanças globais sobre o CI afetarão o processo de invasão de  
4 ambientes aquáticos continentais por *H. verticillata*. Contudo, é importante considerar que o  
5 gradiente de CI utilizado reflete valores encontrados em vários ecossistemas aquáticos da  
6 América do Sul (p. ex., Thomaz et al. 2004a), portanto muitos ambientes naturais estão  
7 sujeitos à invasão por essa espécie. De fato, segundo Marcé et al. (2015), mais da metade dos  
8 lagos e reservatórios do planeta apresentam alcalinidades superiores a  $1000 \mu\text{Eq l}^{-1}$ , valor esse  
9 próximo ao que foi usado como máximo nesse experimento e no qual a espécie invasora  
10 apresentou seu melhor desempenho. Assim, a alcalinidade da água pode ser uma variável  
11 muito importante para explicar a distribuição global registrada para *H. verticillata* (p. ex.  
12 Cook e Lüönd 1982; Langeland 1996).

13 Por último, vale ressaltar que os resultados encontrados nesse experimento refletem a  
14 fase inicial de estabelecimento dessas espécies de macrófitas, pois, devido à sua curta duração  
15 não foi possível que as plantas formassem dossel, como observado em Hofstra et al. (1999).  
16 Ainda assim, no curto período de duração do experimento, a espécie nativa parece ter  
17 favorecido a espécie invasora. Assim, estudos de longo prazo são necessários para uma  
18 melhor compreensão da dinâmica de interação dessas espécies em um gradiente de  
19 disponibilidade de CI.

20

## 21 **5 Conclusão**

22

23 Os resultados demonstram que a macrófita exótica *H. verticillata* apresenta alta plasticidade  
24 fenotípica ligada ao aumento de *fitness* quando exposta a um gradiente de carbono inorgânico.  
25 Em especial, também indicam que a resistência biótica por uma espécie nativa altera o padrão  
26 de plasticidade da espécie invasora. A estratégia “Jack-and-Master” apresentada por essa  
27 espécie exótica lhe confere *fitness* robusto em condições estressantes, como baixa  
28 disponibilidade de carbono inorgânico, ao mesmo tempo em que apresenta alta capacidade de  
29 aumentar o *fitness* quando as condições se tornam favoráveis. Mostrou-se também que essa  
30 espécie pode ser limitada pela baixa disponibilidade de carbono inorgânico, mas que esse  
31 efeito limitante se torna menos pronunciado quando associado à resistência biótica. Dessa

1 forma, a espécie nativa facilita *H. verticillata*, pelo menos nos estágios iniciais de  
2 crescimento. Esse conjunto de fatores pode explicar o sucesso de invasão de *H. verticillata*  
3 em uma grande variedade de ambientes tropicais e permite prever que ambientes com  
4 maiores valores de alcalinidade (carbono inorgânico na forma de bicarbonato), estão mais  
5 sujeitos à invasão por essa espécie. Entretanto, *H. verticillata* foi capaz de crescer em  
6 condições de baixa disponibilidade de carbono inorgânico quando facilitada pela espécie  
7 nativa *E. najas*, sugerindo que mesmo ambientes com alcalinidade baixa a moderada estão  
8 sujeitos ao estabelecimento dessa espécie. Pode-se prever também que *H. verticillata* se  
9 favoreça de locais com estabelecimento inicial de *E. najas* e a partir disso possa aumentar sua  
10 dispersão ao longo dos ambientes e crescer extensivamente quando condições de aumento de  
11 carbono inorgânico forem proporcionadas por mudanças globais, causando impactos aos  
12 ecossistemas invadidos.

13

## 14 REFERÊNCIAS

15

- 16 Balian EV, Segers H, Lévêque C, Martens K (2008) The Freshwater Animal Diversity  
17 Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595:627-637
- 18 Barko JW, Gunnison D, Carpenter SR (1991) Sediment interactions with submersed  
19 macrophyte growth and community dynamics. *Aquat Bot* 41:41-65
- 20 Barret SCH, Eckert CG, Husband BC (1993) Evolutionary processes in aquatic plant  
21 populations. *Aquat Bot* 44:105-145
- 22 Bradley BA, Blumenthal DM, Wilcove DS, Ziska LH (2010) Predicting plant invasions in an  
23 era of global change. *Trends Ecol Evol* 25:311-318
- 24 Burton JI, Mladenoff DJ, Clayton MK, Forrester JA (2011) The roles of environmental  
25 filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant  
26 communities in north temperate deciduous forests. *J Ecol* 99:764–776. doi:  
27 10.1111/j.1365-2745.2011.01807.x
- 28 Carmouze JP (1994) O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos,  
29 métodos de estudo e análises químicas. Edgard Blücher, São Paulo

- 1 Carpenter SR, Stanley EH, Zander MJV (2011) State of the World's Freshwater Ecosystems:  
2 Physical, Chemical, and Biological Changes. *Annu Rev Environ Resour* 36:75–99
- 3 Casati P, Lara MV, Andreo CS 2000 Induction of a C4-Like Mechanism of CO<sub>2</sub> Fixation in  
4 *Egeria densa*, a Submersed Aquatic Species. *Plant Physiol* 123:1611-1621
- 5 Colautti, RI; MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Divers*  
6 *Distrib* 10:135-141
- 7 Cook CDK, Lüönd R (1982) A Revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquat Bot*  
8 13:485-504
- 9 Cook CDK, Urmi-König K (1984) A Revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquat*  
10 *Bot* 19:73-96
- 11 Davidson AN, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive show higher phenotypic plasticity  
12 than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol Lett* 14:419-431
- 13 Di Nino F, Thiébaud G, Muller S (2007) Phenology and phenotypic variation of genetically  
14 uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John at sites of different trophic  
15 states. *Archiv für Hydrobiologie* 168 335-343
- 16 Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological  
17 invaders? *Trends Ecol Evol* 14:135-139
- 18 Eller F, Alnoe AB, Bøderskov T, Guo WY, Kamp AT, Sorrell BK, Brix H (2015) Invasive  
19 submerged freshwater macrophytes are more plastic in their responses to light intensity  
20 than to the availability of free CO<sub>2</sub> in air-equilibrated water. *Freshw Biol* 60: 929-943
- 21 Esteves FA, Marinho CC (2011) Carbono Inorgânico. In: Esteves, F.A. *Fundamentos de*  
22 *Limnologia*, 3ªEd. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp 209-238
- 23 Fasoli JVB, Michelan TS, Thomaz SM (2015) Sediment composition mediates the invisibility  
24 of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limnol Bras* 27:165-170
- 25 Fleming JP, Dibble ED (2015) Ecological mechanisms of invasion success in aquatic  
26 macrophytes. *Hydrobiologia* 746:23–37. doi 10.1007/s10750-014-2026-y

- 1 Freitas A, Thomaz SM (2011) Inorganic carbon shortage may limit the development of  
2 submersed macrophytes in habitats of the Paraná River basin. *Acta Limnol Bras* 23:57-  
3 62
- 4 Godfree R, Brendan L, Mallinson D (2004) Ecological filtering of exotic plants in an  
5 Australian sub-alpine environment. *J Veg Sci* 15:227-236
- 6 Gotelli NJ, Ellison AM (2011) *Gestão e Curadoria de Dados*. In: Gotelli NJ, Ellison AM.  
7 *Princípios de Estatística em Ecologia*, Artmed, Porto Alegre, pp 225-253
- 8 Hao B, Wu H, Shi Q, Liu G, Xing W (2013) Facilitation and competition among foundation  
9 species of submerged macrophytes threatened by severe eutrophication and implications  
10 for restoration. *Ecol Eng* 60:76-80
- 11 Hofstra DE, Clayton J, Green JD, Auger M (1999) Competitive performance of *Hydrilla*  
12 *verticillata* in New Zealand. *Aquat Bot* 63:305-324
- 13 Hussner A, Jahns P (2015) European native *Myriophyllum spicatum* showed a higher HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>  
14 use capacity than alien invasive *Myriophyllum heterophyllum*. *Hydrobiologia* 746:171-  
15 182. doi 10.1007/s10750-014-1976-4
- 16 Hussner A, Hofstra D, Jahns P, Clayton J (2014) Response capacity to CO<sub>2</sub> depletion rather  
17 than temperature and light effects explain the growth success of three alien  
18 Hydrocharitaceae compared with native *Myriophyllum triphyllum* in New Zealand.  
19 *Aquat Bot* 120:205-211
- 20 Jansson M, Karlsson J, Jonsson A (2012) Carbon dioxide supersaturation promotes primary  
21 production in lakes. *Ecol Lett* 15:527-5. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01762.x
- 22 Kahara SN, Vermaat JE (2003) The effect of alkalinity on photosynthesis-light curves and  
23 inorganic carbon extraction capacity of freshwater macrophytes. *Aquat Bot* 75:217-227
- 24 Lake JC, Leishman MR (2004) Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the  
25 role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol Conserv*  
26 117:215-226
- 27 Langeland KA (1996) *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (Hydrocharitaceae), “The Perfect  
28 Aquatic Weed”. *Castanea* 61:293-304

- 1 Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining  
2 species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223-228
- 3 Maberly SC, Madsen TV (1998) Affinity for CO<sub>2</sub> in relation to the ability of freshwater  
4 macrophytes to use HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. *Funct Ecol* 12:99-106
- 5 Maberly SC, Spence DHN (1983) Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J*  
6 *Ecol* 71:705-724.
- 7 Magnin NC, Cooley BA, Reiskind JB, Bowes G (1997) Regulation and Localization of Key  
8 Enzymes during the Induction of Kranz-Less, C4-Type Photosynthesis in *Hydrilla*  
9 *verticillata*. *Plant Physiol* 115:1681-1689
- 10 Malheiro ACE, Jahns P, Hussner A (2013) CO<sub>2</sub> availability rather than light and temperature  
11 determines growth and phenotypical responses in submerged *Myriophyllum aquaticum*.  
12 *Aquat Bot* 110:31-37
- 13 Marcé R, Obrador B, Morguí J et al (2015) Carbonate weathering as a driver of CO<sub>2</sub>  
14 supersaturation in lakes. *Nature* 8:107-111
- 15 Martins D, Costa NV, Terra MA, Marchi SR (2008) Caracterização da Comunidade de  
16 Plantas Aquáticas de Dezoito Reservatórios Pertencentes a Cinco Bacias Hidrográficas  
17 do Estado de São Paulo. *Planta Daninha* 26:17-32
- 18 Michelan TS, Thomaz SM, Bini LM (2013) Native Macrophyte Density and Richness Affect  
19 the Invasiveness of a Tropical Poaceae Species. *Plos One* 8:e60004.
- 20 Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010) Effects of an exotic invasive  
21 macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species  
22 richness and functional diversity. *Freshwater Biol* 55:1315–1326
- 23 Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S (2007) Competition between two invasive  
24 Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as  
25 influenced by sediment fertility and season. *Aquat Bot* 86:236–242
- 26 Mormul RP, Thomaz SM, Higuti J, Martens K (2010) Ostracod (Crustacea) colonization of a  
27 native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná  
28 floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644:185-193



- 1 Mozdzer TJ, Megonigal JP (2012) Jack-and Master Trait Response to Elevated CO<sub>2</sub> and N: A  
2 Comparison of Native and Introduced *Phragmites australis*. Plos One 7:e42794.  
3 doi:10.1371/journal.pone.0042794
- 4 Pearson ES (1931) The Analysis of Variance in Cases of Non-Normal Variation. Biometrika  
5 23:114-133
- 6 Pierini SA, Thomaz SM (2004) Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of  
7 *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). Aquat Bot  
8 78:135-146
- 9 Pierini SA, Thomaz SM (2004b) Adaptações de plantas submersas à absorção do carbono  
10 inorgânico. Acta Bot Bras 18:629-641
- 11 Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master  
12 of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecol Lett 9:981–99
- 13 Riis T, Lambertini C, Olesen B et al (2010) Invasion strategies in clonal aquatic plants: are  
14 phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation? Ann Bot-  
15 London 106:813-822
- 16 Roberto MC, Santana NF, Thomaz SM (2009) Limnology in the Upper Paraná River  
17 floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs.  
18 Braz J Biol 69:717-725
- 19 Roland F, Huszar VLM, Farjalla VF et al (2012) Climate change in Brazil: perspective on the  
20 biogeochemistry of inland waters. Braz J Biol 72:709-722
- 21 Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ et al (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year  
22 2100. Science 287:1770-1774
- 23 Schmider E, Ziegler M, Danay E, Beyer L, Bühner M (2010) Is It Really Robust?  
24 Reinvestigating the Robustness of ANOVA Against Violations of the Normal  
25 Distribution Assumption. Methodology 6:147–151
- 26 Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and  
27 macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. Hydrobiologia 684:1-  
28 14

- 1 Silveira MJ, Thomaz SM (2015) Growth of a native versus an invasive submerged aquatic  
2 macrophyte differs in relation to mud and organic matter concentrations in sediment.  
3 *Aquat Bot* 124:85–91
- 4 Sousa WTZ (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening  
5 Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia*  
6 669:1–20. doi: 10.1007/s10750-011-0696-2
- 7 Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and  
8 invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a  
9 subtropical river. *Aquat Bot* 92:40-48
- 10 Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ, Silveira MJ, Mormul RP (2009) Environmental  
11 predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native  
12 *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil.  
13 *Hydrobiologia* 632:65–78. doi: 10.1007/s10750-009-9828-3
- 14 Spierenburg P, Lucassen ECHET, Lotter AF, Roelofs JGM (2009) Could rising aquatic  
15 carbon dioxide concentrations favour the invasion of elodeids in isoetid-dominated  
16 softwater lakes? *Freshwater Biol* 54:1819–1831. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02229.x
- 17 Spierenburg P, Lucassen ECHET, Lotter AF, Roelofs JGM (2010) Competition between  
18 isoetids and invading elodeids at different concentrations of aquatic carbon dioxide.  
19 *Freshwater Biol* 55:1274-1287
- 20 Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history.  
21 *Trends Plant Sci* 5:537-542
- 22 Sultan SE (2001) Phenotypic Plasticity for Fitness Components in *Polygonum* Species of  
23 Contrasting Ecological Breadth. *Ecology* 82:328–343
- 24 Thiébaud G, Di Nino F (2009) Morphological variations of natural populations of an aquatic  
25 macrophyte *Elodea nuttallii* in their native and in their introduced ranges. *Aquat*  
26 *Invasions* 4:311-320
- 27 Thomaz SM, Chambers PA, Pierini SA, Pereira G (2007) Effects of phosphorus and nitrogen  
28 amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquat Bot* 86:191-196

- 1 Thomaz SM, Esteves FA (2011) Comunidade de Macrófitas Aquáticas. In: Esteves FA.  
2 Fundamentos de Limnologia 3ªEd. Editoria Interciência, Rio de Janeiro, pp 461-521
- 3 Thomaz SM, Mormul RP, Michelan TS (2015) Propagule pressure, invasibility of freshwater  
4 ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical  
5 freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746:39–59. doi 10.1007/s10750-014-2044-9
- 6 Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM, Roberto MC, Rocha RRA (2004a) Limnological  
7 characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In:  
8 Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn N (eds) *The Upper Paraná River and its Floodplain:*  
9 *physical aspects, ecology and conservation.* Backhuys Publishers, Leiden, pp 75-102
- 10 Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM et al (2004b) Limnology of the Upper Paraná Floodplain  
11 Habitats: Patterns of Spatio-temporal Variations and Influence of the Water Levels. In:  
12 Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE. *Structure and*  
13 *functioning of the Paraná River and its floodplain.* Maringá: EDUEM.
- 14 Thomaz SM, Silveira MJ, Michelan TS (2012) The colonization success of an exotic Poaceae  
15 is related to native macrophyte richness, wind disturbance and riparian vegetation.  
16 *Aquat Sci* 74:809–815. doi 10.1007/s00027-012-0264-5"
- 17 Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general  
18 principles. *Ecology* 80:1455-1474
- 19 Umetsu CA, Evangelista HBA, Thomaz SM (2012) The colonization, regeneration, and  
20 growth rates of macrophytes from fragments: a comparison between exotic and native  
21 submerged aquatic species. *Aquat Ecol* 46:443–449. doi 10.1007/s10452-012-9413-0
- 22 Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Shaffner U, Sun Y,  
23 Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their  
24 effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702-708
- 25 Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R (1997) Introduced  
26 species: a significant component of human-caused global change. *New Zeal J Ecol*  
27 21:1-16

1 Wu Z, Zuo J, Ma J et al (2007) Establishing Submersed Macrophytes via Sinking and  
2 Colonization of Shoot Fragments Clipped off Manually. Wuhan Univ J Nat Sciences  
3 12:553-557. doi: 10.1007/s11859-006-0057-6

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

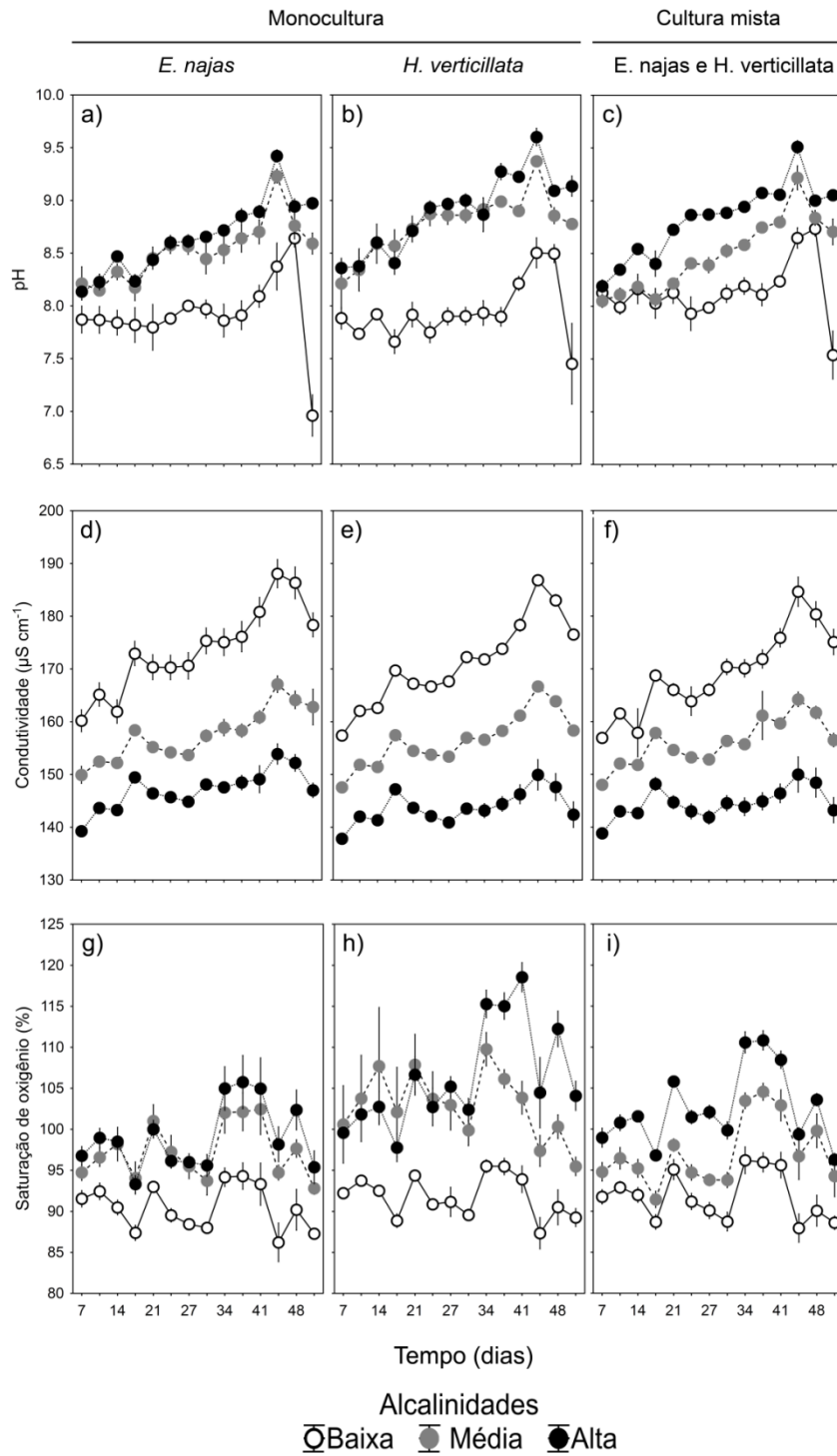
14

15

16

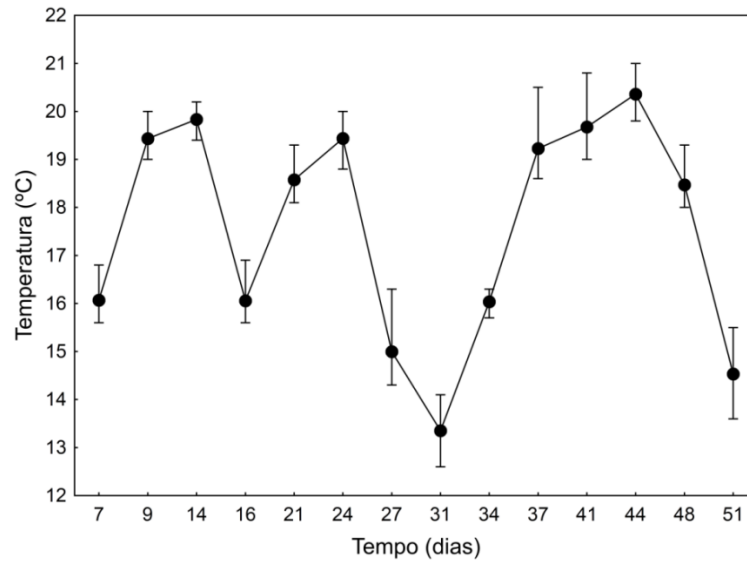
17

## 1 APÊNDICE A – Variáveis Limnológicas



2

3 **Fig. S1** Dados limnológicos de monitoramento do experimento ao longo do tempo; média ±  
 4 erro padrão



1

2 **Fig. S2** Variações de temperatura ao longo do experimento; média  $\pm$  máximos e mínimos

3

4 As variáveis pH e saturação de oxigênio apresentaram tendências semelhantes, seus valores  
 5 diários registrados foram maiores quanto maiores fossem os níveis de alcalinidade (Fig. S1a-  
 6 c; g-i). Para a condutividade, a tendência foi inversa, com valores maiores em menores  
 7 alcalinidades e vice-versa (Fig. S1 e-f).

8 A três variáveis apresentaram a mesma tendência com relação ao tempo: os valores  
 9 aumentam com o tempo e atingem os maiores valores em torno de 40 dias de experimento, e a  
 10 partir disso, começam a apresentar decréscimo (Fig. S1).

11 Como o experimento foi realizado entre junho e agosto, e as medições foram  
 12 realizadas durante a manhã, os valores de temperatura registrados foram relativamente baixos,  
 13 mas foram consistentes com os dados de campo dos locais de ocorrências das espécies  
 14 (Thomaz et al. 2004a). A média geral de temperatura foi 17,6°C ( $\pm$ 2,2 DP) e a máxima e  
 15 mínima registradas foram 21°C e 12,6°C respectivamente (Fig. S2).